

## Réponse anormale du zoobenthos (oligochètes et chironomides) à la baisse du phosphore dans le lac de Neuchâtel

Claude LANG

Conservation de la faune, Marquisat 1, CH-1025 St-Sulpice, Suisse.

E-mail: [claudelang@sfn.vd.ch](mailto:claudelang@sfn.vd.ch)

Service des eaux, sols et assainissement, Boveresses 155, CH-1066 Epalinges, Suisse (dès le 16.01.2001). E-mail: [claudelang@sesa.vd.ch](mailto:claudelang@sesa.vd.ch)

**Anomalous response of zoobenthos (oligochaetes and chironomids) to the decrease of phosphorus in Lake Neuchâtel.** - In Lake Neuchâtel (Switzerland), total phosphorus concentrations in the water have decreased from 45 mg/m<sup>3</sup> in 1982 to 13 mg/m<sup>3</sup> in 1999. The response of oligochaete and chironomid communities to this improvement was studied at a depth of 40 m in 1992, 1997, and 2000. As expected, total biomass of zoobenthos decreased between 1992 et 2000. But the percentage of individuals belonging to species indicative of oligotrophic conditions (*Stylodrilus heringianus*, *Spirosperma velutinus* and *Micropsectra*) decreased from 33% in 1992 to 20% in 2000 instead of increasing to 48%, as predicted from the decrease of phosphorus concentrations. In the same time, the abundance of species indicative of mesotrophic conditions (*Potamothrix vejdvovskyi* and *Limnodrilus hoffmeisteri* mostly) increased whereas that of species indicative of eutrophic conditions (*Potamothrix hammoniensis* and *Tubifex tubifex*) was unchanged. These anomalous responses could indicate either a restoration going astray for natural reasons or the presence in the sediment of pollutants (such as pesticides), inhibiting the reproduction of the less tolerant species.

**Key-words:** Chironomids - eutrophication - indicator - lake - oligochaete - pesticides - recovery - zoobenthos.

### INTRODUCTION

Comme le Léman et d'autres lacs suisses (Fricker, 1980), le lac de Neuchâtel (215 km<sup>2</sup>, 13.8 km<sup>3</sup>, profondeur moyenne 64 m) a connu une phase d'eutrophisation croissante entre 1950 et 1980. Cependant, malgré l'augmentation de l'abondance des algues résultant de l'accroissement des concentrations en phosphore, les concentrations en oxygène ne sont jamais descendues en-dessous de 4 mg/l, même à -153 m la profondeur maximale (Pokorni, 2000). Cette particularité a été attribuée au fait que le lac, sur sa plus grande longueur, est orienté dans l'axe des deux vents dominants ce

qui assure chaque année une circulation totale des eaux. A partir de 1982, la phase de dégradation a été suivie d'une phase de restauration sous l'effet des mesures d'assainissement prises dans le bassin versant (Pokorni, 2000). C'est ainsi que les concentrations moyennes en phosphore total, mesurées dans l'eau lors de la circulation totale, ont baissé de  $45 \text{ mg/m}^3$  en 1982 à  $13 \text{ mg/m}^3$  en 1999. Au cours de cette période, la densité des populations d'algues planctoniques a diminué à cause de la limitation croissante des nutriments (Pokorni, 2000) et le lac a passé d'un état mésoeutrophe à un état oligo-mésotrophe (Fricker, 1980).

La diminution de l'abondance des algues entraîne celle de la sédimentation organique (Baines & Pace, 1994) qui influence directement la composition du zoobenthos, c'est-à-dire la faune des sédiments profonds (Johnson *et al.*, 1993). Moins de sédimentation signifie moins de nourriture arrivant à la surface du sédiment mais plus d'oxygène disponible à l'interface eau-sédiment, dans cette fine couche d'eau de 5 à 20 mm d'épaisseur où respire la faune benthique (Brinkhurst, 1974). Cependant, lors de la phase de restauration, les concentrations en oxygène peuvent y rester longtemps inférieures à 1 mg/l même si elles dépassent déjà 8 mg/l quelques décimètres plus haut (Müller, 1992). Ce manque d'oxygène persistant va inhiber la reproduction de certaines espèces sensibles. De ce fait, le critère d'une restauration biologique réussie sera le rétablissement des communautés d'oligochètes et de chironomides qui colonisaient la zone profonde avant la phase d'eutrophisation croissante. Ce rétablissement permettra de conclure que l'amélioration observée au niveau de l'eau s'est étendue au sédiment (Hakanson & Jansson, 1983; Sas, 1989).

En 1918 (Monard, 1919), les espèces d'oligochètes indicatrices de conditions oligotrophes étaient présentes dans 90% des prélèvements effectués dans le lac de Neuchâtel. On peut estimer par analogie (aucun comptage de cette époque n'étant disponible) que les individus appartenant à ces espèces constituaient en moyenne 70% des communautés, comme dans un autre grand lac oligotrophe de la période contemporaine (Lang, 1990), le Lac Supérieur (Canada et USA). Ce pourcentage qui n'était plus que 16% en 1984 à 40 m de profondeur, après la phase d'eutrophisation croissante du lac de Neuchâtel, est remonté à 33% en 1992 en réponse à la baisse du phosphore (Lang, 1999). En 1997 cependant (Lang, 1999), l'abondance des espèces d'oligochètes oligotrophes diminue au profit de celle des espèces de chironomides (surtout *Micropsectra*). Ces autres espèces oligotrophes semblent avoir été favorisées par la présence d'algues planctoniques de grande taille qui se déposaient intactes sur le fond, leur fournissant ainsi une nourriture abondante. Les algues arrivent intactes sur le sédiment parce que la transparence accrue de l'eau leur permet de se développer normalement plus en profondeur (jusqu'à -40 m) qu'auparavant (Pokorni, 2000).

La présente étude analyse la composition du zoobenthos dans le lac de Neuchâtel en 2000. Son but est de déterminer si l'évolution particulière amorcée en 1997 se poursuit ou si le zoobenthos répond de nouveau à la baisse du phosphore comme celui du Léman, c'est-à-dire par une augmentation régulière de l'abondance des espèces d'oligochètes indicatrices de conditions oligotrophes (Lang, 1998, 2000b).

## STATIONS ET MÉTHODES

Le zoobenthos de la rive sud du lac de Neuchâtel a été étudié en mai 1992, 1997 et 2000. Chaque année, 30 stations de prélèvements, localisées au moyen d'un récepteur GPS (sauf en 1992 où des repères terrestres ont été utilisés), sont visitées à six reprises. Distantes de 500 m les unes des autres, elles sont placées sur un transect de 15 km de longueur parallèle à la côte, qui va de Portalban à Font. Au cours de chaque visite, une carotte de sédiment d'une longueur de 30 cm, couvrant une surface de 16 cm<sup>2</sup>, est prélevée à une profondeur moyenne de 40 m au moyen d'un carottier descendu depuis la surface.

En laboratoire, l'épaisseur des trois couches verticales qui constituent le sédiment récolté est mesurée. De la surface vers le fond, nous avons: la couche brune oxydée, la couche noire réduite et la couche d'argile grise. L'épaisseur de la couche noire donne une estimation grossière de la quantité de matière organique déposée (Hakanson & Jansson, 1983) ce qui permet de classer les stations de prélèvements en fonction de l'intensité de la sédimentation organique (Lang, 1998). Après cette inspection visuelle effectuée en 1997 et 2000 seulement, le sédiment est tamisé (vide de maille: 0.2 mm) et le refus du tamis est conservé dans du formol 5%. Les tubificidés, les lumbriculidés et les larves de chironomides, séparés du sédiment et comptés sous une loupe, sont ensuite pesés (biomasse totale) après passage sur du buvard pour enlever l'eau en excès. Seuls les oligochètes dont le diamètre dépasse 0.29 mm, sont montés (Reymond, 1994) et identifiés. De cette façon, les jeunes individus dont les variations saisonnières influencent trop l'estimation de l'abondance des espèces, sont éliminés (Lang, 1999).

Les larves de chironomides sont identifiées d'après Wiederholm (1983) et la valeur indicatrice des taxons est donnée par Saether (1979). En 1997 et 2000, les chironomides sont comptés et identifiés dans chaque carotte séparément. En 1992 au contraire, si les larves sont également comptées carotte par carotte, elles sont seulement identifiées en bloc dans l'ensemble des carottes. Le pourcentage de chironomides exprimé par rapport à l'abondance totale des oligochètes et des chironomides peut être utilisé comme indicateur parce qu'il tend à augmenter lorsque l'état d'un lac s'améliore (Wiederholm, 1980).

Les espèces d'oligochètes sont classées en trois groupes d'après leur valeur indicatrice (Lang, 1990): celles qui indiquent des conditions oligotrophes (Tab. 1: espèces 1 à 3), mésotrophes (espèces 4 à 7) ou eutrophes (espèces 8 et 9). Les deux espèces du genre *Limnodrilus* sont classées comme indicatrices de conditions mésotrophes sur la base des tendances observées dans le Léman (Lang, 2000b), contrairement à leur précédente classification comme espèces eutrophes (Lang 1998). Elles sont comptées ensemble parce que leurs immatures ne peuvent pas être différenciés avec certitude. Pour la même raison, les deux espèces eutrophes sont analysées en bloc. Pour chaque espèce ou pour chaque groupe d'espèces, la fréquence (le nombre de carottes dans lesquelles l'espèce est présente), l'abondance (le nombre d'individus présents par m<sup>2</sup>) et l'abondance relative (définie ci-dessous) sont déterminées.

Comme celle des autres espèces, l'abondance relative des espèces indicatrices de conditions oligotrophes, appelées pour simplifier espèces oligotrophes (EO), est calculée en rapportant, sous forme de pourcentage, le nombre d'individus appartenant à ces espèces au nombre total de tubificidés et de lumbriculidés adultes (diamètre > 0.29 mm) présents dans une carotte. En 1997 et 2000, l'abondance relative des espèces d'oligochètes et de chironomides indicatrices de conditions oligotrophes est calculée pour chaque carotte de la même façon que pour les oligochètes. En 1992, elle est calculée seulement à partir du nombre total d'individus présents dans les carottes parce que les chironomides n'ont pas été identifiés carotte par carotte. Cependant, vu la rareté des espèces de chironomides oligotrophes en 1992 (Lang, 1999), l'abondance relative des espèces d'oligochètes oligotrophes permet d'estimer de façon satisfaisante l'état du sédiment.

Les variations de l'abondance des espèces entre 1992 et 2000 sont comparées d'abord au niveau des 30 stations considérées en bloc et ensuite au niveau de trois groupes de 10 stations définissant trois zones: la zone 1 (stations 1 à 10) qui s'étend de Portalban à Chevroux, la zone 2 de Chevroux à la Corbière (stations 11 à 20) et la zone 3 de la Corbière à Font (stations 21 à 30).

Les abondances relatives moyennes de EO obtenues pour ces différents ensembles sont comparées aux valeurs de référence suivantes (Lang, 1990): EO est égal à zéro si les conditions à la surface du sédiment sont celles d'un milieu eutrophe, les valeurs de EO varient entre 1% et 17% dans un milieu méso-eutrophe, entre 18% et 52% (valeur centrale: 35%) dans un milieu mésotrophe, entre 52% et 69% dans un milieu oligo-mésotrophe, enfin EO dépasse 69% dans un milieu oligotrophe.

L'abondance relative (%) moyenne de EO peut également être calculée (EOC) à partir des concentrations moyennes ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) en phosphore total (PT) mesurées dans l'eau du lac au cours des 5 années précédant le prélèvement du zoobenthos (Lang, 1990):

$$\text{EOC} = 80.29 - 8.35 \text{PT}^{0.5} \quad (r^2 = 0.81, n = 15).$$

Cette relation empirique est basée sur 15 campagnes effectuées dans 6 lacs d'Europe et 3 lacs d'Amérique du Nord dont le Lac Supérieur. Les concentrations moyennes du PT sur 5 ans sont utilisées parce que le zoobenthos ne réagit pas immédiatement à une variation de ce nutriment (Lang, 1998). Si la valeur moyenne de EO observée dans une série de prélèvements est inférieure à EOC, la valeur calculée, cela signifie que la restauration de l'état biologique du sédiment est en retard par rapport à l'état trophique indiqué par PT. Ce retard peut être causé par un manque d'oxygène, par un excès de sédimentation organique ou par la présence de substances toxiques (Lang & Reymond, 1996).

La biomasse du zoobenthos ( $\text{g}/\text{m}^2$ ) est également calculée à partir des concentrations en phosphore total dans l'eau ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) en utilisant la relation empirique suivante établie dans d'autres lacs:

$$\log_{10} \text{biomasse} = 0.708 \log_{10} \text{phosphore} + 0.092 \quad (\text{Hanson \& Peters, 1984})$$

Les valeurs calculées sont ensuite comparées aux valeurs observées.



TABLEAU 1. - Communautés d'oligochètes et de chironomides du lac de Neuchâtel à 40 m de profondeur en 1992 (n = 171), en 1997 (n = 175) et en 2000 (n = 180). Espèces: (1) *Bichaeta sanguinea* Bretscher, (2) *Stylodrilus heringianus* Claparède, (3) *Spirosperma velutinus* Grube, (4) *Spirosperma ferox* (Eisen), (5) *Potamothenix vejovskyi* (Hrabe), (6) *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparède), (7) *Limnodrilus profundicola* (Verrill), (8) *Potamothenix hammoniensis* (Michaelsen), (9) *Tubifex tubifex* (Müller), (10) toutes les espèces de chironomides (Lang 1999, Tab. 3), (11) seulement les espèces de chironomides oligotrophes (*Micropsectra* surtout)

Espèce	Fréquence (%)				Nombre d'individus par m <sup>2</sup>				Abondance relative (%)			
	1992	1997	2000	P <sup>a)</sup>	1992	1997	2000	P <sup>b)</sup>	1992	1997	2000	P <sup>b)</sup>
1	20.5	12.6	27.2	0.003	157 <sup>c)</sup> (26)	82 (17)	205 (30)	0.003 -	7.3 (1.3)	5.1 (1.2)	9.6 (1.6)	- <sup>d)</sup>
1 et 2	46.8	16.6	28.3	0.000	555 (60)	107 (19)	212 (30)	0.000 -	24.4 (2.5)	6.6 (1.4)	9.9 (1.6)	-
3	19.3	11.4	11.7	0.057	164 (30)	82 (18)	76 (16)	0.057 -	8.6 (1.6)	4.8 (1.2)	3.2 (0.8)	-
1 à 3	59.1	28.0	35.6	0.000	720 (63)	189 (24)	288 (37)	0.000 0.043	33.0 (2.7)	11.4 (1.7)	13.1 (1.7)	0.000 0.000
4	13.5	19.4	20.0	0.209	102 (22)	129 (20)	153 (26)	0.209 -	5.4 (1.3)	7.0 (1.3)	5.7 (1.0)	-
5	23.4	42.9	51.1	0.000	259 (47)	696 (84)	1118 (118)	0.000 0.000	9.2 (1.5)	23.5 (2.4)	24.8 (2.1)	-
6 et 7	28.1	49.1	64.4	0.000	289 (49)	661 (78)	931 (81)	0.000 0.001	12.0 (1.8)	24.7 (2.4)	26.6 (2.0)	-
8 et 9	67.3	62.0	68.3	0.442	895 (74)	821 (76)	875 (72)	0.318 0.000	40.4 (2.8)	33.4 (2.6)	29.9 (2.2)	-
10	80.1	84.0	62.8	0.000	979 (66)	1693 (139)	746 (60)	0.000 0.233	12.9 (1.0)	21.4 (1.5)	10.0 (0.9)	0.000 0.000
11	-	73.1	36.1	0.000	-	1211 (127)	337 (43)	0.000 -	-	63.0 (3.2)	30.2 (3.2)	-
1 à 3	-	79.4	58.9	0.000	-	1400 (131)	625 (56)	0.000 -	-	35.0 (2.1)	20.1 (1.8)	0.000 0.000

a) Probabilité associée avec le test de Chi<sup>2</sup>

b) Probabilité associée avec l'analyse de variance: effet de l'année (en haut), effet de la zone (en dessous)

c) Valeur moyenne et erreur standard en dessous (entre parenthèses)

d) Résultats manquants ou tests statistiques non calculés

## RESULTATS

Dans le lac de Neuchâtel, la fréquence et l'abondance des espèces d'oligochètes indicatrices de conditions oligotrophes diminuent entre 1992 et 2000 à 40 m de profondeur (espèces 1 à 3, Tab. 1). C'est l'espèce *Stylodrilus heringianus* qui décroît le plus. Dans le même temps, l'abondance des espèces caractéristiques des lacs eutrophes, *Potamothenix hammoniensis* et *Tubifex tubifex*, ne change pas. Au contraire, l'espèce mésotrophe *Potamothenix vejovskyi* qui a colonisé le lac de Neuchâtel à partir de 1984 (Lang, 1999), devient de plus en plus abondante. *Limnodrilus hoffmeisteri* et, dans une moindre mesure, *L. profundicola* suivent la même évolution. Dans le Léman (Petit Lac), l'augmentation de ces deux espèces dans la zone profonde (entre 40 et 70 m) entre 1994 et 1999 a été interprétée comme indiquant une amélioration de l'état du sédiment (Lang, 2000b).

Les espèces de chironomides indicatrices de conditions oligotrophes, en particulier *Micropsectra*, dont l'abondance accrue en 1997 avait compensé la baisse de celle des oligochètes oligotrophes (Lang, 1999), deviennent moins abondantes en 2000 (Tab. 1). Le pourcentage du nombre des chironomides par rapport à celui des oligochètes qui avait augmenté à 21% en 1997, retombe d'ailleurs à 10% en 2000. La biomasse du zoobenthos diminue entre 1992 et 2000 en réponse à la baisse du phosphore (Fig. 1a). La valeur moyenne observée en 2000, 6.5 g/m<sup>2</sup>, est d'ailleurs très proche de 8.4 g/m<sup>2</sup>, la biomasse calculée à partir d'une concentration en phosphore de 15 mg/m<sup>3</sup> (voir Stations et méthodes).

Les biomasses (Fig. 1a) diminuent entre la zone 1 (Portalban) et la zone 3 (Font). La colonisation des sédiments par *P. vejdoskyi*, l'espèce en expansion dans le lac, est plus rapide dans la zone 1 que dans la zone 3 (Fig. 1b). L'abondance des deux espèces eutrophes typiques diminue également entre les zones 1 et 3 (Fig. 2a). Les nombres de chironomides qui ne sont pas significativement différents entre les trois zones (Tab. 1), sont particulièrement élevés en 1997 (Fig. 2b). L'abondance relative des individus appartenant à des espèces d'oligochètes et de chironomides indicatrices de conditions oligotrophes diminue entre 1992 et 2000 (Fig. 3). Les pourcentages observés augmentent entre les zones 1 et 3. En 2000, les espèces oligotrophes ne constituent que le 30.1% du zoobenthos dans la zone 3, la plus favorable. Or, d'après la concentration du phosphore mesurée dans l'eau (15 mg/m<sup>3</sup>), cette valeur devrait être de 47.9% (voir Stations et méthodes).

La composition du zoobenthos se modifie entre les zones 1 et 3 comme elle le ferait dans un gradient de sédimentation organique décroissante (Lang, 2000b). Les caractéristiques du sédiment récolté confirment cette interprétation: l'épaisseur de la couche noire oxydée diminue entre Portalban et Font (Fig. 4). Cette diminution indique que le sédiment devient de plus en plus compact, donc moins liquide et moins organique (Hakanson & Jansson, 1983). Ces différences pourraient résulter du fait que, à la profondeur des stations de prélèvements, la pente du fond augmente entre Portalban et Font. De ce fait, la matière organique s'accumule davantage au niveau des stations du côté de Portalban que du côté de Font, où elle va glisser et se concentrer (focusing) plus en profondeur (Blais & Kalff, 1995).

## DISCUSSION

Si le zoobenthos du lac de Neuchâtel avait réagi de la même façon que celui du Léman à la baisse des concentrations en phosphore dans l'eau (Lang, 1998, 2000b), l'abondance relative des espèces indicatrices de conditions oligotrophes aurait augmenté régulièrement entre 1984 et 2000 dans les communautés d'oligochètes présentes à 40 m de profondeur. Cette évolution a certes été observée entre 1984 et 1992 (Lang, 1999), mais elle ne s'est pas poursuivie entre 1997 et 2000. En 1997 (Lang, 1999), les espèces de chironomides oligotrophes ont pris de l'importance par rapport aux oligochètes, faisant croire qu'elles allaient à l'avenir dominer le zoobenthos, avant de diminuer à nouveau en 2000. De ce fait, l'abondance relative des

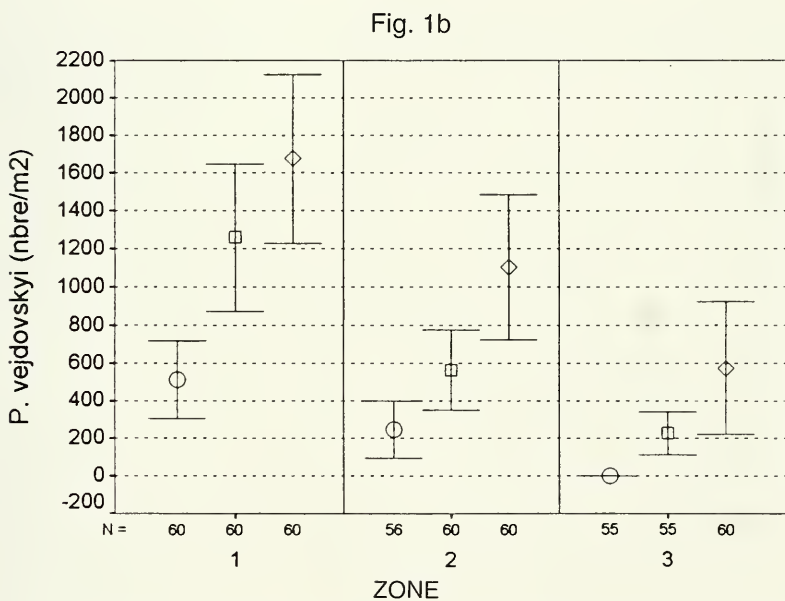
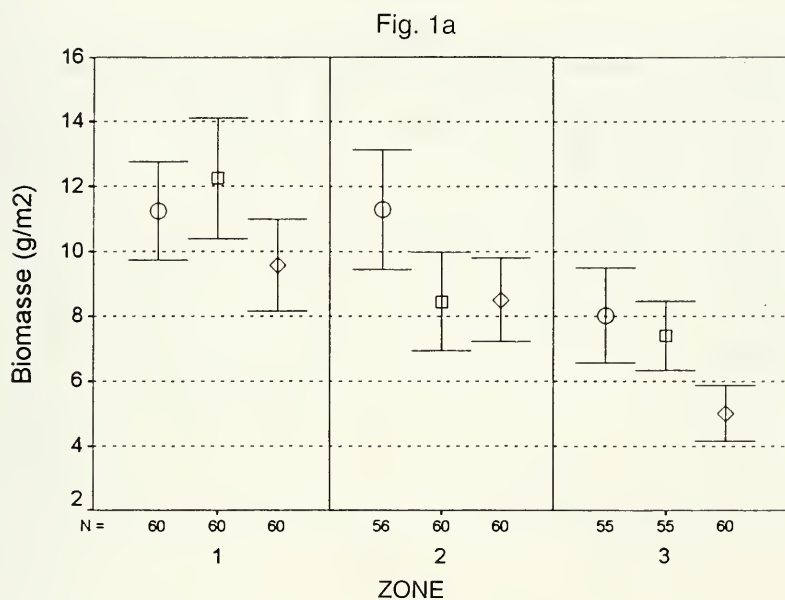


FIG. 1. – 1a. Variations de la biomasse moyenne du zoobenthos ( $\text{g/m}^2$ ) avec l'intervalle de confiance de 95% dans les trois zones du lac de Neuchâtel visitées en 1992 (carrés) et en 2000 (losanges). La zone 1 s'étend de Portalban à Chevroux, la zone 2 de Chevroux à la Corbière, la zone 3 de la Corbière à Font. N = nombre de carottes de sédiment récoltées dans chaque zone pour chaque année. – 1b. Variations du nombre moyen par  $\text{m}^2$  de *Potamothenis vejvodskyi* en fonction de la zone et de l'année.

Fig. 2a

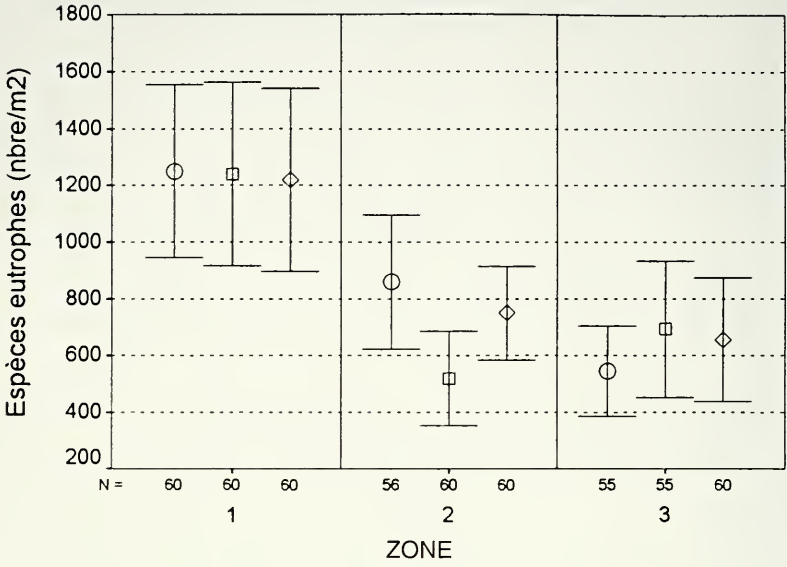


Fig. 2b

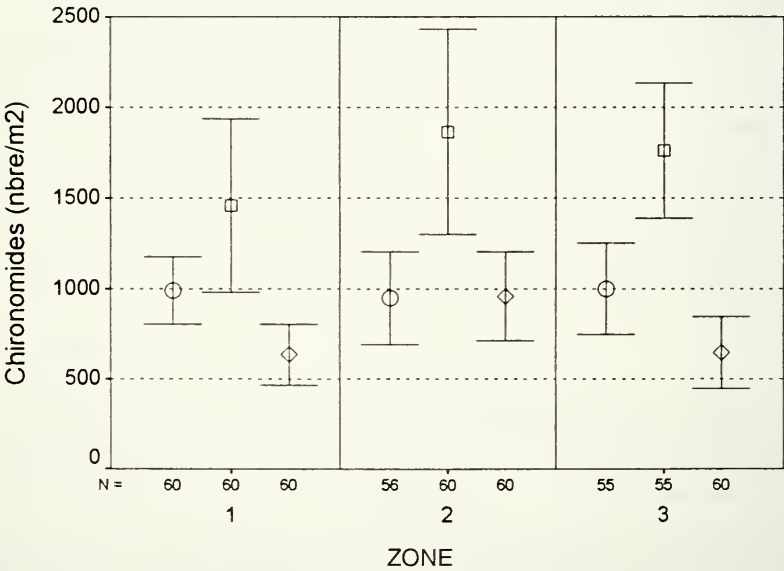


FIG. 2. - 2a. Variations du nombre moyen par m<sup>2</sup> des espèces d'oligochètes eutrophes (Tab. 1, espèces 8 et 9) en fonction de la zone et de l'année (légende voir Fig. 1a). - 2b. Variations du nombre moyen par m<sup>2</sup> des larves de chironomides en fonction de la zone et de l'année.



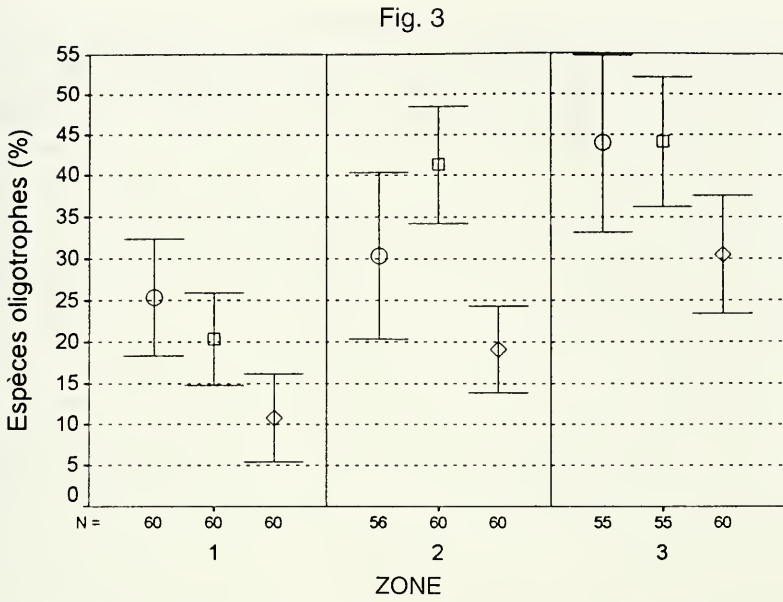


FIG. 3. Variations du pourcentage d'individus appartenant à des espèces d'oligochètes et de chironomides oligotrophes (Tab. 1, espèces 1 à 3 et espèce 11) en fonction de la zone et de l'année (légende voir Fig. 1a).

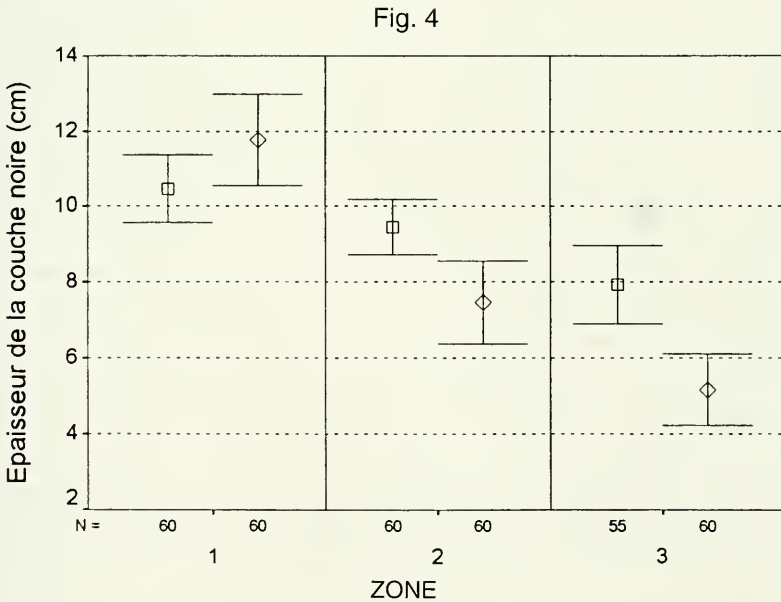


FIG. 4. Variations de l'épaisseur moyenne (cm) de la couche de sédiment noir en fonction de la zone et de l'année (1992: pas de résultats; 1997: carrés; 2000: losanges).

individus appartenant à des espèces d'oligochètes et de chironomides indicatrices de conditions oligotrophes diminue, passant de 33% en 1992 à 20% en 2000 dans le lac de Neuchâtel (Tab. 1). Or, d'après la baisse des concentrations en phosphore dans l'eau, cette valeur devrait être proche de 48% en 2000. La biomasse du zoobenthos diminue au contraire en accord avec la baisse du phosphore (voir Résultats). En d'autres termes, le zoobenthos réagit de façon conforme aux prévisions sur le plan quantitatif (biomasse), mais pas sur le plan qualitatif (composition de la communauté). Comme dans le lac de Neuchâtel, la biomasse des oligochètes diminue dans le lac de Constance en réponse à la baisse du phosphore mais les espèces oligotrophes, pour une raison encore inexplicée, sont absentes en 1992 et en 1994 entre 50 m et 250 m de profondeur (Wagner *et al.*, 1998). Pourtant l'une de ces espèces, *Stylodrilus heringianus*, était encore présente dans cette zone en 1985 (Probst, 1987).

Dans la zone profonde d'un lac eutrophe comme le lac de Morat (Lang, 2000a), *Tubifex tubifex* et *Potamothrix hammoniensis* constituent presque 90% des communautés d'oligochètes. Si la diminution de l'abondance des espèces oligotrophes entre 1992 et 2000 signifiait que le lac de Neuchâtel se rapproche à nouveau de l'état méso-eutrophe de 1982, l'abondance relative de ces deux espèces caractéristiques des lacs eutrophes aurait augmenté. Leur diminution entre 1992 et 2000 (Tab. 1) au profit des espèces mésotrophes indique au contraire que la restauration du lac se poursuit, mais dans une direction différente de celle prise par le Léman (Lang, 2000b).

L'augmentation spectaculaire de l'espèce mésotrophe *Potamothrix vejdoskyi* entre 1992 et 2000 montre la capacité qu'ont certaines espèces introduites à coloniser un nouveau milieu: cette espèce qui n'était en effet pas présente dans le lac de Neuchâtel en 1980, y a été observée pour la première fois en 1984 (Lang, 1999). Son extension pourrait avoir été favorisée par l'augmentation de la température de l'eau (Lang, 1998) qui a été constatée au cours de cette période (Pokorni, 2000). Dans le Léman, où cette espèce était bien installée en 1950 déjà (Jugot, 1967), son abondance a augmenté aux dépens de celle des espèces oligotrophes lors de l'accroissement des concentrations en phosphore avant de suivre la tendance inverse pendant la phase de restauration (Lang, 1998, 2000b). L'évolution de cette espèce mésotrophe et des espèces oligotrophes dans le lac de Neuchâtel entre 1992 et 2000, en phase d'eutrophisation décroissante, ressemble donc à celle qui s'est déroulée dans le Léman lors de la phase d'eutrophisation croissante. Toutefois cette comparaison n'est valable qu'en terme d'importance relative, les nombres d'individus par m<sup>2</sup> restant bien inférieurs dans le lac de Neuchâtel. Notons enfin que, dans le Léman, *P. vejdoskyi* colonise des sédiments nettement plus pollués par les métaux lourds que ceux où se rencontrent les espèces oligotrophes (Lang & Lang-Dobler, 1979). La reproduction de cette espèce est donc favorisée par une augmentation de la température de l'eau, tout en étant moins inhibée par la présence de substances toxiques que celle des espèces oligotrophes.

La façon dont la composition du zoobenthos se modifie entre 1992 et 2000 montre que le lac de Neuchâtel s'écarte de l'évolution que la baisse des concentra-

tions en phosphore permettait de prévoir. Comme dans le lac de Constance (Wagner *et al.*, 1999) et contrairement au Léman (Lang, 1998, 2000b), les espèces indicatrices de conditions oligotrophes ne redeviennent pas abondantes dans les communautés benthiques. En simplifiant, cette évolution inattendue peut être interprétée de deux façons opposées: soit il s'agit d'un phénomène naturel, soit d'une pollution par des substances toxiques.

La première explication peut s'énoncer ainsi: lorsque le phosphore diminue, l'abondance des espèces oligotrophes n'augmente pas toujours de façon continue (comme dans le Léman) mais parfois de façon discontinue ou cyclique (comme dans les lacs de Neuchâtel et de Constance). Ces cycles d'abondance varient d'amplitude d'une année à l'autre en fonction de l'impact des conditions météorologiques sur la nutrition et la reproduction du zoobenthos. La situation observée en 1992 résulterait ainsi du succès de la reproduction des oligochètes oligotrophes au cours des années précédentes; en 1997, ce sont les chironomides qui auraient été favorisés et les oligochètes défavorisés par la sédimentation d'algues de grande taille (Lang, 1999); en 2000 au contraire, aucun des deux groupes n'atteint un sommet d'abondance, d'où une baisse générale des espèces oligotrophes. Si cette interprétation est correcte, les campagnes de prélèvements ne devraient plus être effectuées tous les trois ou cinq ans seulement, mais chaque année de manière à pouvoir saisir les différentes phases de cette évolution discontinue. Cependant, si cette stratégie était adoptée, le nombre de prélèvements à analyser chaque année deviendrait excessif en regard des moyens disponibles. Il faudrait donc diminuer la surveillance biologique des autres lacs et cours d'eau du canton de Vaud.

La deuxième explication possible serait la présence, au sein du sédiment et de l'eau interstitielle, de substances toxiques qui perturberaient davantage la reproduction des espèces oligotrophes que celle d'autres espèces plus résistantes, telles que *P. vejdoskyi*. La composition du zoobenthos serait ainsi infléchie dans une direction différente de celle que la baisse du phosphore laissait prévoir. Pour illustrer les effets subtils des toxiques, notons, par exemple, que le nombre de trichoptères du genre *Limnephilus* capables de se reproduire normalement diminue significativement lorsqu'une concentration de lindane de 1 ng/l est atteinte (Schulz & Liess, 1995). Dans le même ordre d'idée, de faibles concentrations de pesticides empêchent le rétablissement de la diversité des plécoptères, des éphéméroptères et des trichoptères dans certaines rivières vaudoises (Lang *et al.*, 2000). Pour le moment, un seul fait laisse supposer que la situation décrite ci-dessus pourrait s'appliquer au lac de Neuchâtel: les concentrations en atrazine qui atteignent 100 ng/l dans l'eau du lac (B. Pokorní, com. pers.), soit le double de celles mesurées dans le Léman (Blanc *et al.*, 2000). Signalons enfin que les effets de la météorologie et de substances toxiques sur la reproduction du zoobenthos pourraient parfaitement se combiner.

En conclusion, l'étude du zoobenthos complète utilement les analyses classiques basées sur la chimie de l'eau (nutriments et oxygène) et les algues planctoniques (Sas, 1989). En effet, seules les variations de la composition du zoobenthos, convenablement interprétées, permettent de détecter certaines anomalies dans le

déroulement de la restauration biologique des sédiments profonds. Une fois les causes de ces anomalies identifiées, il devient possible de prendre, le cas échéant, des mesures correctives. En ce qui concerne le lac de Neuchâtel, les causes exactes de l'anomalie détectée entre 1992 et 2000 restent encore à déterminer. Il faut donc poursuivre la surveillance biologique des sédiments en l'intensifiant et la compléter, si nécessaire, par une étude écotoxicologique.

## REMERCIEMENTS

L'aide d'Olivier Reymond en laboratoire et celle de Raymond Ducret sur le terrain m'ont permis de mener à bien ce travail.

## BIBLIOGRAPHIE

- BAINES, S. T. & PACE, M. 1994. Relationships between suspended particulate matter and sinking flux along a trophic gradient and implication for the fate of planktonic primary production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 25-36.
- BLAIS, J. M. & KALFF, J. 1995. The influence of lake morphometry on sediment focusing. *Limnology and Oceanography* 40: 582-588.
- BLANC, P., CORVI, C., KHIM-HEANG, S. & RAPIN, F. 2000. Evolution physico-chimique des eaux du Léman: campagne 1999. *Rapports de la commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution*: 33-58.
- BRINKHURST, R. O. 1974. The benthos of lakes. *The Macmillan Press, London Basingtoke*, 190 pp.
- FRICKER, HJ. 1980. OECD eutrophication programme: regional project alpine lakes. *Swiss Federal Board for Environmental Protection, CH-3003 Bern*.
- HAKANSON, L. & JANSSON, M. 1983. Principles of lake sedimentology. *Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York/Tokio*, 316 pp.
- HANSSON, J. M. & PETERS, R. H. 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 439-445.
- JOHNSON, R. K., WIEDERHOLM, T. & ROSENBERG, D. M. 1993. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. In: ROSENBERG, D. M. & RESH, V. H. (éds). *Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates*. *Chapman & Hall, New York*, 488 pp.
- JUGET, J. 1967. La faune benthique du Léman: modalités et déterminisme écologiques du peuplement. *Thèse, Université de Lyon*, 366 pp.
- LANG, C. 1990. Quantitative relationships between oligochaete communities and phosphorus concentrations in lakes. *Freshwater Biology* 24: 327-334.
- LANG, C. 1998. Using oligochaetes to monitor the decrease of eutrophication: the 1982 - 1996 trend in Lake Geneva. *Archiv für Hydrobiologie* 141: 447-458.
- LANG, C. 1999. Contrasting responses of oligochaetes (Annelida) and Chironomids (Diptera) to the abatement of eutrophication in Lake Neuchâtel. *Aquatic Sciences* 61: 206-214.
- LANG, C. 2000a. Etat trophique du lac de Morat indiquée par le zoobenthos: tendance 1980 - 1998. *Revue suisse de Zoologie* 107 (2): 233-243.
- LANG, C. 2000b. Réponse des communautés d'oligochètes (Tubificidés et Lumbriculidés) et de diptères Chironomidés à la baisse des teneurs en phosphore dans le Léman (Petit Lac). *Annales de Limnologie* 36: 13-20.



- LANG, C. & LANG-DOBLER, B. 1979. The chemical environment of tubificid and lumbricid worms according to the pollution level of the sediment. *Hydrobiologia* 65: 273-282.
- LANG, C. & REYMOND, O. 1996. Empirical relationships between oligochaetes, phosphorus and organic deposition during the recovery of Lake Geneva from eutrophication. *Archiv für Hydrobiologie* 136: 237-245.
- LANG, C., STRAWCZYNSKI, A. & VIOGET, Ph. 2000. Pesticides et diversité du zoobenthos dans 23 rivières du canton de Vaud. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 87: 93-107.
- MONARD, A. 1919. La faune profonde du lac de Neuchâtel. *Thèse de l'université de Neuchâtel*. 176 pp.
- MÜLLER, R. 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. *Hydrobiologia* 243/244: 261-268.
- POKORNI, B. 2000. Surveillance des eaux de surface. *Rapport du service de la protection de l'environnement du canton de Neuchâtel, CH-2034 Peseux*.
- PROBST, L. 1987. Sublittoral and profundal Oligochaeta fauna of the Lake Constance (Bodensee-Obersee). *Hydrobiologia* 155: 277-282.
- REYMOND, O. 1994. Préparations microscopiques permanentes d'oligochètes: une méthode simple. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 83: 1-3.
- SAETHER, O. A. 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic Ecology* 2: 65-74.
- SAS, H. 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading. *Academia Verlag Richarz GmbH, St. Augustin*. 497 pp.
- SCHULZ, R. & LIESS, M. 1995. Chronic effects of low insecticide concentrations on freshwater caddisfly larvae. *Hydrobiologia* 299: 103-113.
- WAGNER, B., SCHRÖDER, H. G., GÜDE, H., SANZIN, W. & ENGLER, U. 1998. Zustand der Seeboden 1992-1994, Sedimentinventare - Phosphor - Oligochaeten. *Bericht der internationalen Gewässerschutzkommission der Bodeusee* 47.
- WIEDERHOLM, T. 1980. Use of benthos in lake monitoring. *Journal of Water Pollution and Control Federation* 52: 537-547.
- WIEDERHOLM, T. (éd.) 1983. Chironomidae of the Holarctic region. Part 1. Larvae. *Eutomologica Scandinavica*. Suppl. 19. 457 pp.